QUEL STATUT POUR LES CHAMPIGNONS ?

Guy DURRIEU

Laboratoire botanique et forestier
Université Paul Sabatier, Toulouse

RÉSUMÉ - L'inclusion des champignons dans le règne végétal tel qu'il a été défini par Linné a souvent été plus ou moins controversée jusqu'à aboutir à la proposition par Whittaker en 1969 d'un règne des "fungi". Si les champignons sont incontestablement polyphylétiques, leur phylogènie a donné lieu à des interprétations très divergentes en même temps qu'ils étaient distribués entre plusieurs règnes dont les limites sont devenues assez floues.Actuellement, à partir d'un grand nombre de données cytologiques, ultrastucturales, phytochimiques, moléculaires ... il semble possible de définir au moins trois grands phylums issus de lignées ancestrales bien distinctes de protistes. On peut leur donner le rang de divisions (ou embranchements) comprenant les principales sous-divisions ou classes suivantes:
Myxomycota: Myxomycètes, Plasmodiophoromycètes ?
Oomycota (ou Pseudomycota): Oomycètes, Hyphochytridiomycètes. Ils auraient une origine commune avec des algues du "règne" des Chromista.
Eumycota: Chytridiomycotina, Zygomycotina, Ascomycotina et Basidiomycotina. Les "vrais" champignons dériveraient d'une souche de protiste commune aux Choanoflagellés et aux animaux.

Cependant l'étude d'un plus grand nombre d'organismes est encore nécessaire pour confirmer ces points de vues d'autant que la position de certains groupes tels les Labyrinthulomycètes ou les Plasmodiophoromycètes n'est pas bien établie. Pour des raisons de commodité, il a été proposé de conserver le terme général de champignon (Union of fungi, Barr 1992) pour désigner l'ensemble de ces organismes mais sans lui attacher une signification taxonomique particulière.

ABSTRACT - What statute for fungi. Inclusion of the fungi in the plant kingdom as established by Linnaeus has often be a matter of contest until Whittaker proposed ■ kingdom of fungi in 1969. If fungi are undoubtly polyphyletic, their phylogeny has been interpreted in many different ways, while they were distributed between several kingdoms, the limit of which are not always clearly defined. To day, by combination of a lot of cytological, ultrastructural, phytochemical and molecular data it looks possible to distinguish at least 3 main phyla issued from distinct protistean lineages. They can be considered as divisions (or embranchments) including the following subdivisions or classes.
Myxomycota: Myxomycetes, Plasmodiophoromycetes?
Oomycota (or Pseudomycota): Oomycetes, Hyphochytridiomycetes of a probably common origine with the algae of the kingdom Chromista.
Eumycota: Chytridiomycotina, Zygomycotina, Ascomycotina and Basidiomycotina, the "true" fungi may originate from the same protist root that Choanoflagellate and animals. Meanwhile, comparative studies of a greater number of organisms is absolutely necessary to confirm more accurately phylogenic position of the different phyla, still very unclear for some of them as Plasmodiophoromycetes or Labyrinthulomycetes. For a matter of convenience the term of "champignon" corresponding to the proposed "union of fungi" (Barr 1992) should be conserved for the whole of these organisms without a special taxonomic meaning.

Si la place des champignons dans le règne végétal n'a semblé faire de doute pour la plupart des botanistes pendant fort longtemps, il faut cependant constater qu'il s'est aussi écoulé un temps encore plus long avant qu'ils soient acceptés comme des végétaux et des réticences se sont toujours exprimées quant à leur apparteneance à ce monde.. En effet alors que Theophraste en 314 avant Jésus Christ explique déjà que les "*myces*" à la différence des autres plantes "ne possèdent pas une racine, une tige, des branches, des rameaux, des feuilles, des fleurs et des fruits", Pline disait ne pouvoir se prononcer sur le fait de savoir si les truffes (*Tuber* et *Terfezia*) ces "imperfections de la terre", sont vivantes ou non". Et 17 siècles plus tard on n'était pas beaucoup plus avancé puisque Bauhin (1623) considérait les champignons comme "rien de plus que l'humidité superflue du sol, des arbres, du bois pourri ou d'autres substances en décomposition".

D'un règne à l'autre

Quoiqu'il en soit, dans le système à trois règnes de Linné, "*Lapides crescunt. Vegetabilia crescunt et vivunt. Animalia crescunt, vivunt et sentiunt*" (*Philosophia botanica*, 1751) les champignons sont placés parmi les végétaux et recensés dans le *Species plantarum* (1753). Très vite, la différence des champignons attirait l'attention de divers botanistes. Pour Necker dans son Traité sur la mycétologie (1783) il faudrait exclure les champignons du système de Linné, étant de nature si différente des animaux, des plantes et des minéraux, ils devraient être considérés comme des organismes intermédiaires (mèsymaux) dans un règne à part "*Regnum mesymale*". De même, A.L. de Jussieu écrivait dans le *Genera Plantarum* (1789) "Les champignons, qui sont analogues en partie aux zoophytes animaux, débutent la série végétale, étant comme intermédiaires entre les deux; ils ont quelques ressemblances avec certaines algues, mais sont complètement différents des autres plantes dans leur structure, floraison et habitat."

Et cependant, tout le long du 19ème siècle et jusqu'à la moitié du 20ème, les traités de botanique continueront, sans hésitation, de parler des champignons aux côtés des autres végétaux, souvent réunis avec les algues dans l'ensemble des thallophytes. Et même lorsque, à la suite des nombreuses questions soulevées par la découverte du véritable monde que sont les êtres unicellulaires, Haeckel (1866, 1894) propose une subdivision du vivant en 4 règnes: Protophyta et Protozoa à côté des Metazoa et Metaphyta, les champigons [redacted] trouvent toujours dans ces derniers, sauf les Myxomycètes qui en sont détachés pour être inclus dans les protistes.

Il faut attendre la fin des années 30 pour voir Copeland (1938) et Barkley (1939) exclure les champignons du règne végétal et les placer parmi les protistes. Copeland, sous le terme de Protoctista rassemblait les unicellulaires nucléés (les protistes au sens strict) avec les organismes multicellulaires ou multinucléés dépourvus de tissus somatiques différenciés, et donc à ce titre, les algues et les champignons. Langeron (1945) les classait lui aussi dans les protistes cependant que les ouvrages classiques ne suivent toujours pas. Pour ne citer que deux exemples, sont dans ce cas le *Syllabus der Pflanzenfamilien* d'Engler même dans ses dernières éditions (Melchior et Wedermann, 1954), ou le *Traité de Botanique* de Chadefaud et Emberger (1960).

C'est Whittaker (1969) qui franchira le pas en créant le "cinquième règne", celui des Fungi s'ajoutant aux "Monera (les procaryotes), Protista, Plantae, Animalia". Posant

la question "Are the Fungi plants..."?, il trouvait de nombreuses raisons pour répondre par la négative: différences dans l'origine, la structure cellulaire, les modes de nutrition, les structures reproductives... Mais tous les champigons "classiques" n'étaient pas compris dans ses Fungi, puisque les Plasmodiophoromycètes et les Hyphochytriomycètes étaient rangés dans le règne des Protista, cependant que les Myxomycètes, déjà considérés à plusieurs reprises comme des protistes étaient maintenus dans les Fungi. Ainsworth (1973) le suit partiellement en acceptant un règne (ou sous-règne) des Fungi dans lequel il inclut tout ce qui est classiquement reconnu comme champignon.

La boîte de Pandore était ouverte! ainsi dans les années 80 toute une série d'auteurs ont pulvérisé ce malheureux règne végétal. En se basant sur diverses conceptions phylogèniques ils l'ont partagé entre au moins 4 règnes différents . Ce sont en particulier les champignons qui ont fait les frais de ces découpages (Cavalier-Smith, 1981, 1987; Tehler, 1988). En effet pendant les deux premiers tiers de ce siècle de nombreuses discussions ont tourné autour de leur origine possible, monophylétique ou polyphylétique, dérivant des algues, et dans ce cas desquelles, ou bien des protistes. Pour ne citer que des mycologues français, Langeron (1945), Moreau (1954), Chadefaud (1960) ont émis des opinions plutôt divergeantes. Si le premier les considérait comme monophylétiques, dérivant d'une souche primitive de protistes euglénoïdes, le dernier voyait deux grandes lignées, les Mycomycophytes, comprenant tous les groupes dépourvus de cellules mobiles, dérivant des Rhodophycophytes, parenté argumentée sur diverses similitudes avec les ascomycètes et les Phycomycophytes, possédant à un moment ou à un autre de leur cycle des cellules flagellées et provenant d'une souche commune aux Chryso et Pyrrophycées. L'ascendance floridéenne sera également soutenue par Demoulin (1985) tandis qu'elle était réfutée par Barr (1983) qui considère les analogies existantes comme le résultat d'une évolution convergente. Gaumann (1963), pour sa part de 20 ans en avance, voyait aussi deux origines différentes, mais l'une parmi les algues "Heterosiphonales" (Xanthophycées) pour les Oomycètes, l'autre parmi les protistes Flagellés pour tous les autre groupes.

Que sont devenus actuellement les champignons? Tous les auteurs récents ont conservé un règne des Fungi, mais bien des champignons n'en sont plus les sujets. Les idées sur le polyphylétisme de ces organismes se sont imposées, de sorte que de façons à peu près concordantes ils se partagent actuellemnet entre deux ou trois règnes différents:

Margulis & Schwarz (1982) classent tous les champignons à zoospores (Mastigomycètes de Chadefaud) avec les algues et les protozoaires dans les Protoctista et les autres champignons dans le règne des Fungi. Lipscomb (1985), elle aussi, dans une analyse cladistique de caractères cytologiques, place Chytridio et Oomycètes ensemble et bien à part des "higher fungi", pour lesquels toute ascendance floridéenne est écartée.

Cavalier-Smith (1987) les distribue entre trois de ses règnes:

-Protozoa, au moins pour les Myxomycètes, ce qui était admis pour beaucoup depuis longtemps.

-Chromista, pour les Oomycètes et les Hyphochytriomycètes au côtés de certaines algues.

-Fungi, ou Eumycota, pour les autres, c'est à dire Chytridiomycètes, Zygomycètes, Ascomycètes et Basidiomycètes.

On aurait ainsi d'une part les "vrais" champignons et d'autre part des "faux champignons" (Pseudomycotina).

Quels sont les bons caractères?

Sur quels arguments ces constructions phylétiques sont-elles basées? Ils sont évidemment très variés, aucun à lui seul ne semble complètement décisif, mais leur ensemble donne un faisceau de preuves convaincant. Il faut constater, toutefois, qu'il reste encore de nombreux points d'interrogation pour certains petits groupes relativement peu étudiés. Par exemple Tehler (1988) dans une analyse cladistique portant sur 51 caractères, inclue les Hyphochytriomycètes dans ses Eumycota, il est vrai comme groupe frère de tous les autres. Barr (1992) les en exclut pour les ranger au côté des Oomycètes dans les Chromista. Cela montre la part de sujectivité qui peut subsister en fonction du choix des caractères utilisés. Par exemple Tehler utilise comme caractère de la paroi la présence ou l'absence de chitine tandis que si l'on met l'accent sur la cellulose, on arrive à des conclusions différentes (Lewis 1991), Oomycètes et Hyphochytriomycètes étant les seuls à posséder ce polymère dans leur paroi.

Il faut remarquer que l'une des grandes division, reconnue par de nombreux auteurs, entre les Phycomycètes ou Mastigomycètes à cellules nageuses, et les Mycomycophytes ou Amastigomycètes qui en sont dépourvus, ne tient plus. La ligne de partage entre deux règnes passe maintenant à l'intérieur des premiers, reconnaissant ainsi une origine phylogènique distincte pour les Oomycètes, telle qu'elle était déjà proposée par Gaumann (1963). Cette hypothèse peut s'étayer sur des caractères d'ordre cytologiques, comme la présence d'un appareil de Golgi typique chez les seuls Oomycètes (Dargent), l'existence d'un réseau de vacuoles tubulaires à mouvements péristaltiques observé chez diverses espèces de basidio, asco et zygomycètes (Rees *et al.*, 1994). De même des différences importantes apparaissent dans la structure de l'appareil moteur des cellules mobiles en particulier de la zone de transition des flagelles (Barr, 1992). Les Chytridiomycètes, le groupe le plus primitif des vrais champignons, ne possèdent qu'un seul flagelle qui paraît voisin, surtout chez les Monoblepharidales, du flagelle unique des Choanoflagellés. D'après Barr on pourrait imaginer une origine à partir d'un protiste ancêtre commun de ces deux ensembles, cependant d'après Mollicone & Longcore (1944) toute idée de convergence ne doit pas être exclue. Les choses paraissent plus nettes pour les Oomycètes, leur structure biflagellée hétérokonte présente de nombreuses similitudes avec celle des Xanthophycées. De plus la reproduction oogame, telle qu'on la connait chez *Vaucheria*, amène à la conclusion que les Oomycètes "sont plus proches des Xanthophycées que de n'importe quel autre taxon de Chromistes". Cette relation était également soulignée par Lee (1989). Une question qui reste en suspens est de savoir si les Oomycètes dérivent d'une souche déjà algale par perte totale de l'appareil plastidial. Il paraît cependant plus vraisemblable que la séparation se soit réalisée au niveau d'un groupe ancestral de protistes, avant l'acquisition des plastes par endosymbiose (Douglas *et al.*, 1991; Penny & O'Kelly, 1991). Des ressemblances de même type se retrouvent aussi chez les Hyphochytriomycètes et les Labyrinthulomycètes, mais avec suffisamment de diversité

pour faire penser à une origine polyphylétique des trois groupes. Cela renforce encore les doutes émis par les auteurs précédents sur la validité d'un règne des Chromista tel qu'il est défini par Cavalier-Smith.

En dehors de la composition des parois, divers caractères phytochimiques indiquent également des différences profondes entre Oomycètes et champignons authentiques tel le stockage des glucides sous forme de mycolaminarine au lieu de glycogène. C'est aussi le cas des acides gras et des stérols (Muller *et al.*, 1994) dont les profils révélent l'absence totale de certains composés dans l'un ou l'autre groupe. Les voies de synthèses conduisant aux stérols des Oomycètes démontreraient une origine de ces organismes à partir d'ancêtres non chlorophylliens (Berg & Paterson, 1986).

La biologie moléculaire, une solution?

La biologie moléculaire se révèle, en effet, être un outil intéressant pour aider à résoudre ces questions. Par exemple Forster *et al.*, (1990) par séquençage de petites sous unités d'ARN ribosomique montrent que des espèces de Myxomycètes, d'Oomycètes et d'autre part de Chytridiomycètes et Ascomycètes se trouvent sur trois branches évolutives nettement distinctes. Les premiers au voisinage de protistes, les seconds de Diatomées et Chrysophytes, illustrant ainsi les Chromista, les troisièmes dans un ensemble réunissant des plantes chlorophylliennes et des animaux avec un protiste amiboïde (fig. 1).

Les résultats de Douglas *et al.* déjà cités, de Kwok *et al.* (1986) obtenus par hybridation d'ADN et de Hendriks *et al.* (1991) par séquençage d'ARN ribosomique infirment les idées, longtemps soutenues, concernant la filiation algues rouges Ascomycètes. Les relations entre Chytridiomycètes et champignons supérieurs ont été par ailleurs confirmées par comparaison des ADN ribosomiques (Bowmann *et al.* 1991), alors que la proximité entre Hyphochytriomycètes et Oomycètes est démontrée (Klassen *in* Barr, 1992). Cependant, ces résultats sont encore très fragmentaires et méritent d'être poursuivis sur un beaucoup plus grand nombre de taxons. En effet, les positions relatives des "régnes" ne paraissent pas parfaitement définies. Suivant les diverses reconstructions cladistiques obtenues à partir de données de la biologie moléculaire (Fig. 1), les Eumycètes apparaissent soit comme groupe frére des animaux (Forster *et al.*, 1990), ou des animaux et choanoflagelés (Wainright *et al.*, 1993) ou bien des Acanthamoeba et des plantes (Douglas *et al.*) ou encore d'un ensemble animaux, plantes et Acanthamoeba (Gunderson *et al.*, 1987). On peut remarquer en revanche les places plus stables occupées par les Oomycota et les Myxomycota. Cependant si pour Wainright, Gunderson ou Douglas les chromophytes et oomycota représentaient deux lignées distinctes, d'après Forster, les oomycota inclus dans les chromophyta n'en représenteraient qu'une lignée ayant perdu ses plastes. Il faut noter que ces cladogrammes sont basés sur l'étude d'au plus une trentaine d'espèces pour représenter l'ensemble du monde vivant. Des travaux prenant en compte davantage de séquences sur un plus grand nombre d'organismes sont nécessaires. C'est dans ce sens que va l'essai de Baldauf & Palmer (1993) portant sur le séquençage de 4 protéines et concernant une soixantaine d'organismes. Il confirme une plus proche parenté entre animaux et eumycota qu'entre ceux-ci et plantes vertes. Mais à la différence des autres résultats les Myxomycota se retrouvent au voisinage immédiat de ces Eumycota. Cela

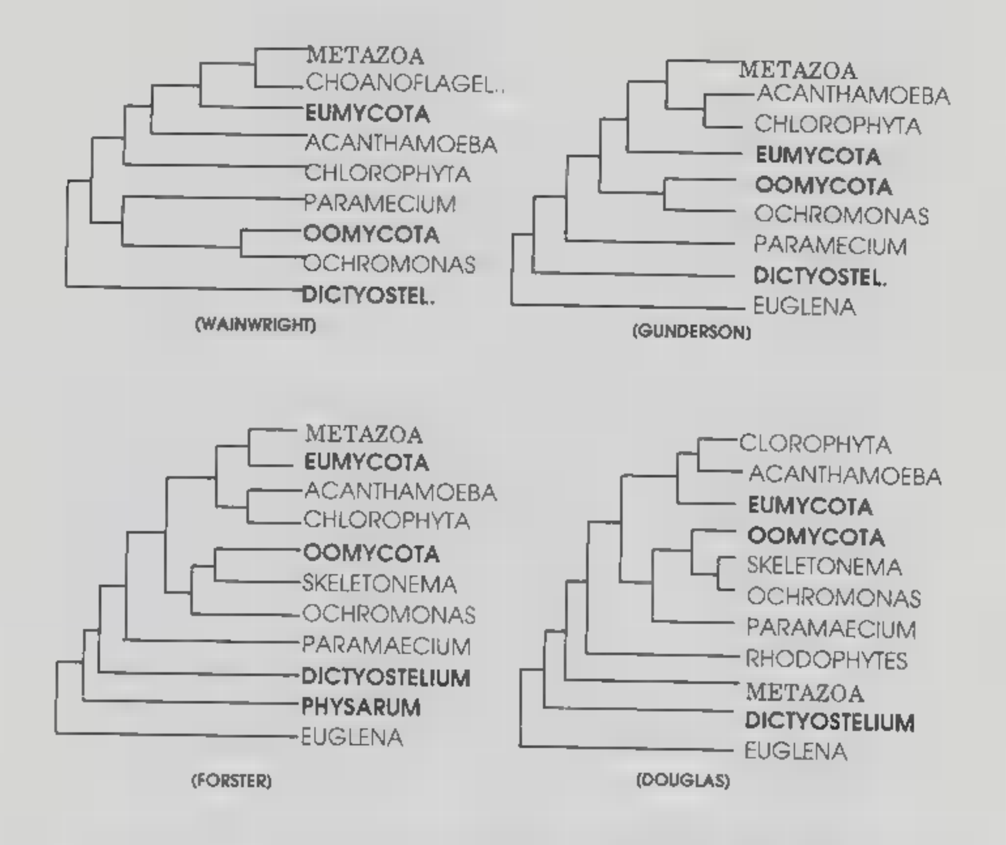


Fig.1. - Divers exemples de constructions cladistiques obtenues à partir de données de la biologie moléculaire.

montre aussi qu'il est nécessaire de combiner ces résultats avec ceux de la morphologie ou de la cytologie pour obtenir des conclusions plus probantes. La figure 2 est un essai de reconstruction phylogènique dans lequel il a été tenté de recombiner les connaissances acquises dans les divers domaines pour indiquer les places les plus vraisemblables pour les divers phylums de champigons.

Les conséquences

Si donc nos idées sur la phylogènie et la classification paraissent en voie d'éclaircissement, ce n'est peut être pas le cas de l'idée exacte que l'on peut se faire d'un champignon. C'est à dire que ressurgit à un niveau très élevé dans la hiérarchie taxonomique l'ambiguité entre les deux buts de la systématique telle qu'elle était déjà si bien exprimée par A.L. de Jussieu (Flore Française, 1778) "Le premier consiste à fournir le moyen le plus sûr et le plus facile pour résoudre... ce problème général: étant donné une production du règne végétal, trouver le nom que les Botanistes lui ont assigné," mais il faut aussi fournir "... à l'étude du règne végétal un aspect sous lequel

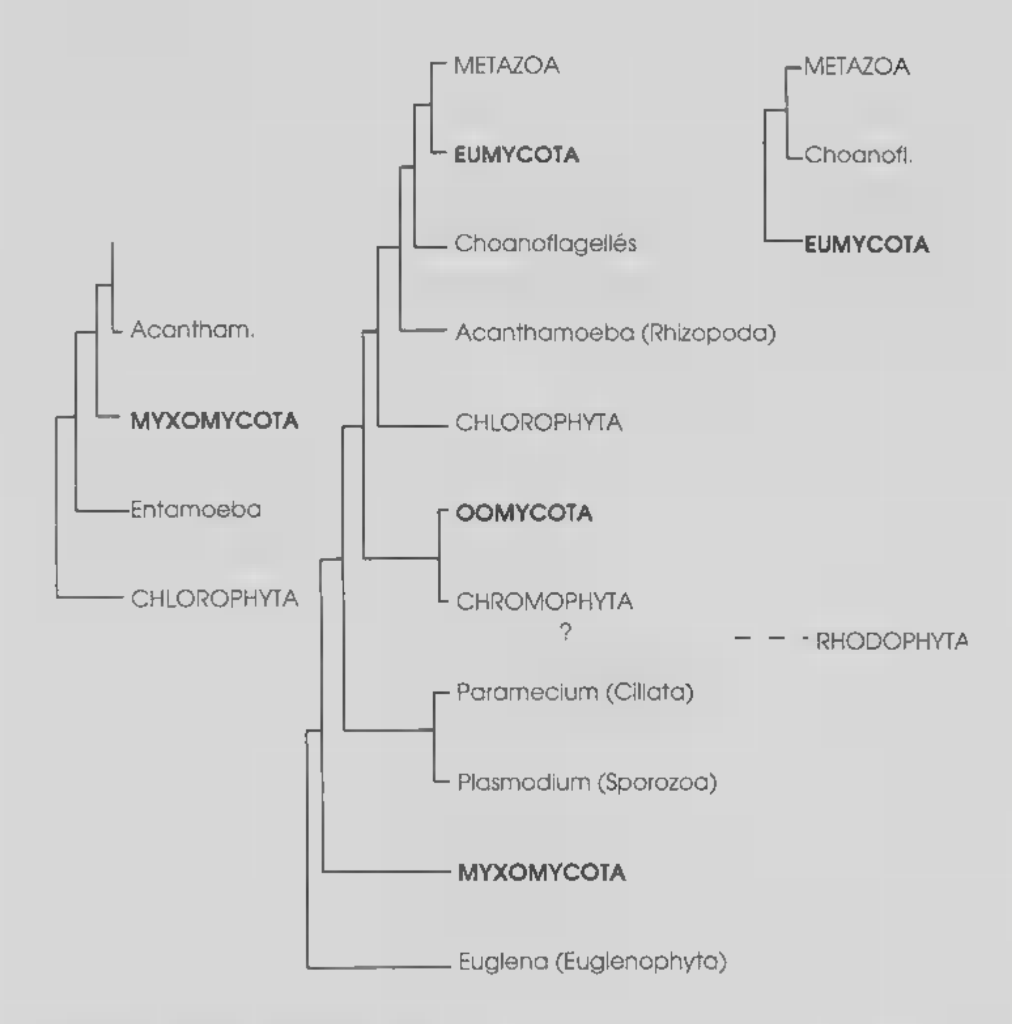


Fig. 2.- Essais de présentation des relations phylogèniques montrant les places supposées possibles pour les grands groupes de champignons.

on puisse le considérer dans son ensemble, et qui nous présentât la suite des affinités que l'on à observées dans les plantes..."

Autrement dit qu'est ce qu'un champignon? La question est loin d'être innocente, si les mycologues ne devaient plus s'occuper que des organismes inclus aujourd'hui dans le règne de ce nom, est ce que pour autant les algologues s'intéresseraient aux Oomycètes ou aux Plasmodiophoromycètes? C'est loin d'être certain, et ce n'est pas sans importance pratique. Prenons le cas de la phytopathologie, de nombreuses maladies des plantes, les mildious comme ceux de la pomme de terre, de la vigne ou du tabac, certaines fontes des semis, l'encre du chataïgnier..., sont provoquées par des Oomycètes, c'est à dire des champignons qui n'en sont plus, si ce ne sont les mycologues, qui les étudiera désormais?

Plusieurs solutions sont possibles pour éviter l'incompréhension qui risque de se développer entre systématiciens et praticiens. Et tout d'abord est-il réellement utile de dénaturer la notion classique de règne en en créant tant de nouveaux pour les organismes pluricellulaires dont tous les grand phylums paraissent s'enraciner dans différentes lignées de protistes. En effet, tout en cernant beaucoup mieux les relations phylogèniques, les systèmes proposés masquent une évidence, l'hétérogénéité du règne des protistes. Certains, du point de vue relations ancestrales, sont respectivement plus proches des plantes supérieures ou des animaux que les uns des autres! Remarquons aussi que ces divisions en règnes sont également hétérogènes d'un point de vue taxonomique, l'une est "horizontale", celle des protistes indubitablement paraphylétiques, les autres "verticales". Ne vaudrait-il pas mieux alors, à ce niveau d'analyse, abandonner la notion même de règne, qui dans son état actuel de morcellement n'a plus grande signification, pour s'attacher à celle de phylum beaucoup plus riche d'enseignements systématiques. D'autant que si les conclusions de Barnes (1991) se confirmaient, il faudrait aussi distinguer deux règnes chez les animaux.

Si l'on tient à cet éclatement, une solution qui aurait le mérite d'une plus grande clartée, serait de ne pas utiliser des noms du langage courant, animaux, plantes... à côté de termes plus scientifiques pour désigner ces nouveaux règnes. Ainsi pourait-on conserver, sans ambiguité, à ces termes traditionnels la même large signification qui leur est attribuée de façon générale. Cela a déjà été plus ou moins suggéré par divers auteurs (Barr, 1992; Christensen, 1990). En effet si Linné a créé ses divisions *Animalia* et *Plantae* en utilisant des termes d'origine triviale, la communauté scientifique leur a donné un sens taxonomique précis puisque il existe aujourd'hui un code de la nomenclature spécifique pour chacun d'eux .

Il en est à peu près de même avec les mots algues ou champignons (fungi en anglo-latin). Ils recouvrent des concepts qui, même s'ils n'ont plus grande valeur taxonomique, gardent une signification intéressante de plusieurs points de vue, biologique, physionomique, écologique. Notons aussi que les mycologues, pour des raisons de commodité, continuent d'utiliser des termes traditionnels comme Gastéromycètes ou Aphyllophorales, tout en sachant parfaitement que, mis à part leur valeur physionomique, ils n'ont aucune signification systématique précise.

Quoi de plus ahurissant pour des gens peu au fait des derniers avatars de la taxonomie d'apprendre qu'un Bolet ou un Fucus ne sont plus des plantes ou qu'un *Peronospora* n'est plus un champignon! Donc si l'on tient réellement à proposer un nouvelle subdivision du monde vivant en règnes, il paraît indispensable de créer une terminologie spéciale, indépendante des termes traditionnels. Puisque ils n'avaient pas, au départ, de signification taxonomique précise, autant ne pas leur en attribuer aujourd'hui qui heurterait profondément le bon sens. Il n'y a pas lieu d'appliquer les règles de priorité à ce niveau.

Aussi les propositions de Christensen et de Barr suivies par Joly (1993) de conserver, pour des raisons de commodité, certains ensembles polyphylétiques en les regroupant sous le nom d'Union paraissent la solution à retenir, ainsi les champigons ou "Union of fungi" comprendrait ainsi des organismes appartenant à au moins trois des nouveaux règnes. On revient ainsi, à peu de choses près, aux concepts de Whittaker.

Conclusion

Ainsi les spécialistes des Oomycètes pourront, sans mauvaise conscience, toujours se considérer comme des mycologues, et la mycologie pourra-t-elle continuer à trouver sa place dans l'enseignement de la botanique. De même les organisateurs des Congrès Internationaux de botanique et de mycologie peuvent continuer comme jusqu'à présent, sans se poser beaucoup de questions, d'inclure dans leurs programmes les "pseudo-végétaux" que sont les champignons ou les "faux champignons" comme les mildious.

Alors, si un jour on vous demande quelle est la définition d'un champignon, le plus simple sera de répondre, comme l'a suggéré Hawksworth (1992), qu'il s'agit tout simplement des organismes étudiés par les mycologues, il ne reste plus qu'à trouver une définition du mycologue!.

BIBLIOGRAPHIE

AINSWORTH G.C., 1973 - Introduction and keys to higher taxa *in* Ainsworth, Sparrow & Sussman *The Fungi an advanced treatise.* Acad. Press 4a: 1-7.

BALDAUF S.L. & PALMER J.D., 1993 - Animals and fungi are each other's closest relative. Congruent evidence from multiple proteins. *Proceed. Natl. Acad. Sci. USA.* 90: 11558-11562;

BARKLEY F.A., 1939 - *Outline classification of organisms* Hopkins Press, Providence, Mass. USA.

BARNES R.S.K., 1991 - Two layered awakening. *Nature.* 350: 561.

BARR D.J.S., 1992 - Evolution and kingdoms of organisms from the perspective of a mycologist. *Mycologia* 84: 1-11.

BARR M.E., 1983 - The Ascomycetes connection. *Mycologia* 75: 1-13.

BERG L.R. & PATERSON G.W., 1986 - Phylogenetic implications of sterol biosynthesis in the Oomycetes. *Experim. Mycol.* 10: 175-183.

BOWMANN B.H., LEE J., BROWNLEE A.G., TAYLOR J.W., LU S.-D. & WHITE T.J., 1991 - *Mol. Biol. Evol.*

CAVALIER-SMITH T., 1981 - Eukaryotic Kingdoms: seven or nine? *Biosystems* 14: 461-481.

CAVALIER-SMITH T., 1987 - The origin of fungi and pseudofungi *in* Reyner & Brasier, *Evolutionary biology of the fungi:* 339-353, *British Mycol. Soc. Sympos.* 11, Academic Press.

CHADEFAUD M., 1960 -*Traité de Botanique,* t1: *Les végétaux non vasculaires.* Masson, Paris.

CHRISTENSEN T., 1990 - Plants, Animals, Algae and Fungi, four non taxonomic group designation. *Taxon* 39: 93-128.

COPELAND E.B., 1938 - The kingdoms of organisms. *Quart. Rev. Biol.* 13: 383-420.

DARGENT R., TOUZET-SOULET J.M., RAMI J. & MONTANT Ch., 1982 - Cytochemical characterization of Golgi apparatus in some filamentous fungi. *Exper. Mycol.* 6: 101-114.

DEMOULIN V., 1985 - The red algae-higher fungi phylogenetic links: the last ten years. *Biosystems* 18: 347-356.

DOUGLAS S.E., MURPHY C.A., SPENCER C.F. & GRAY M.W., 1991 - Cryptomonad algae are evolutionary chimaeras of two phylogenetically distinct unicellular eukaryotes. *Nature* 350: 148-151.

FORSTER H., COFFEY M.D., ELWOOD H. & SOGIN M.L., 1990 - Sequence analysis of the small subunit ribosomal RNA' s of three zoosporic fungi and implication for fungal evolution. *Mycologia* 82: 306-312.

GAUMANN E., 1963 - *Die Pilze* Birkhauser, Bâle.

GUNDERSON J. H., ELWOOD H., INGOLD A., KINDLE K. & SOGIN M.L., 1987 - Phylogenetic relationships between chlorophytes, chrysophytes and oomycetes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 5823-5827.

HAECKEL E., 1866 - *Generelle Morphologie der Organimen.* Reiner, Berlin.

HAECKEL E., 1894 - *Systematische Phylogenie.* Reiner, Berlin.

HAWKSWORTH D.L., 1992 - The fungal dimension of biodiversity: magnitude , significance and conservation. *Mycol. Res.* 95: 641-655.

HENDRIKS L., de BAER R., VAN DE PEER Y., NEEFS J., GORISA. & de WACHTER R., 1991 - The evolutionary position of the rhodophyte Porphyra umbilicalis and the basidiomycete Leucosporium scotii among other eukaryotes as deduced from complete sequence of small ribosomal subunit RNA. *J. Mol. Evol.* 32: 167-177.

JOLY P., 1993 - Etat actuel de la classification des champignons *in* PONCY: *Systématique botanique, problèmes actuels. Biosystema* 12: 39-57.

JORGENSEN R., 1993 - The origin of land plants, a union of algae and fungus advanced by flavonoids. *Biosystems* 31: 193-207.

KWOK S., WHITE T.J. & TAYLOR J.W., 1986 - Evolutionary relationships between fungi, red algae and other simple eucaryotes inferred from total DNA hybridizations to ■ cloned Basidiomycetes ribosomal DNA. *Experim. Mycol. 10: 196-204.*

LEE R.E., 1989 - *Phycology.* 2nd ed. Cambridge Univ. Press.

LANGERON M.,1945 - *Précis de Mycologie.* Masson, Paris.

LIPSCOMB D.L. -1985- The eukariotic kingdoms. *Cladistics* 1: 127-140.

MARGULIS L. & SCHWARZ K.V., 1982 - *Five Kingdoms, an illustrated guide to the phyla of life on earth.* Freeman, San Francisco.

MELCHIOR H. & WEDERMAN E., 1954 - ENGLER's *Syllabus der Pflanzenfamilien.* Gebrüder Bornträger, Berlin.

MOLLICONE M. R. & LONGCORE J. E., 1994 - Zoospore ultrastructure of Monoblepharis polymorpha. *Mycologia* 86: 615-625.

MOREAU F., 1954 - *Les Champignons. Physiologie, morphologie, développement et systématique.* Lechevallier, Paris.

MULLER M.M., KANTOLA R. & KITUNEN, 1994 - Combining sterol and fatty aci profiles for the characterization of fungi. *Mycol. Res.* 98: 593-603.

REES B.,SHEPHERD V.A. & ASHFORD A.E., 1994 - Presence of a motile tubular vacuole system in different phyla of fungi. *Mycol. Res.* 98: 985-992.

TEHLER A., 1988 - A cladistic outline of the Eumycota. *Cladistics* 4: 227-277.

WAINRIGHT P.O., HINKLE G., SOGIN M.L. & STICKEL S.K., 1993 - Monophyletic origins of the metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science* 260: 340-342.

WHITTAKER R.H., 1969 - New concepts of Kingdoms of organims. *Science* 163: 150-160.